ALIMENTATION HIVERNALE DES DIFFÉRENTS STOCKS DE MERLANS (*MERLANGIUS MERLANGUS* L.) EN MER DU NORD

par

Jean-Baptiste de PANAFIEU [1]

RÉSUMÉ.– Les contenus stomacaux de 2771 merlans pêchés au cours des mois de février 1980 et 1982, au sud et au centre de la mer du Nord, ont été examinés. Les données ont été traitées au moyen d'une analyse en coordonnées principales et d'un groupement. Cette analyse montre que les différents stocks présents dans cette région peuvent être caractérisés par leurs régimes alimentaires. En ce qui concerne les espèces ayant une importance commerciale, les Clupeidae et les crevettes grises (*Crangon crangon*) sont essentiellement consommées au sud et les Ammodytidae au centre. La prédation hivernale totale de l'ensemble des merlans de mer du Nord est estimée à 160.000 tonnes dont 50 % de poissons.

ABSTRACT.– Stomach contents of 2771 whitings collected in february 1980 and 1982, in the southern and central North Sea, have been examined. Data have been processed by a principal coordinate analysis and a clustering. This analysis shows that different stocks present in that area can be characterised by their diet. With regard to commercialy important species, Clupeidae and brown shrimps (*Crangon crangon*) are principally ingested in southern and Ammodytidae in central part of North Sea. The total food uptake of whitings during winter is estimated about 160 000 tons, of which 50 % are fish.

Mots-clés : Gadidae, *Merlangius merlangus*, ANE North Sea, Feeding behaviour, Food composition.

L'élaboration de modèles multispécifiques des relations trophiques entre espèces exploitées exige une connaissance approfondie des régimes alimentaires de ces espèces. En effet, d'une part les proies de certains poissons exploités sont elles-mêmes recherchées par l'homme, et, d'autre part, ces proies peuvent être communes à plusieurs prédateurs. Les possibilités d'exploitation de ces espèces ne sont donc pas indépendantes les unes des autres.

C'est le cas du merlan, dont le régime est connu, dans ses grandes lignes, depuis longtemps (Jones, 1954). Plusieurs de ses proies principales sont des espèces commerciales (Poissons: Clupeidae, Gadidae, Ammodytidae; Crustacés Natantia: *Crangon crangon*, etc.) dont certaines sont aussi recherchées par d'autres prédateurs, eux aussi exploités (morue, églefin, etc.). Il est donc nécessaire d'étudier avec plus de précision, qualitativement et quantitativement, les variations spatiales et temporelles de l'alimentation du merlan.

(1) Muséum national d'Histoire naturelle, Ichtyologie générale et appliquée - 43 rue Cuvier - 75231 Paris Cedex 05.

On a cherché ici à définir à l'intérieur de la mer du Nord des zones géographiques homogènes quant aux régimes alimentaires des merlans et à évaluer l'importance de leur prédation aux dépens des espèces commerciales.

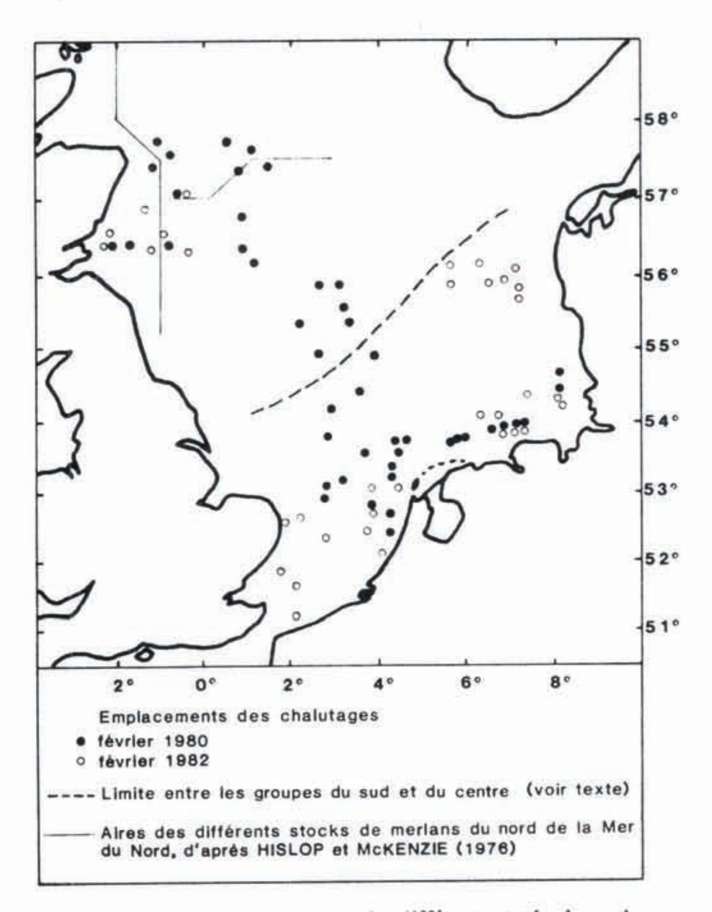


Fig. 1. – Emplacements des chalutages et aires des différents stocks de merlans en mer du Nord.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les merlans ont été pêchés dans des zones déterminées de la mer du Nord (fig. 1) en février 1980 et en février 1982, au cours de deux campagnes du navire océanographique « Thalassa » de l'IFREMER, par des chalutages de fond effectués entre 7.00 h et 20.00 h.

Les estomacs de 1703 merlans, provenant de 45 stations, en 1980, et de 1068 merlans, provenant de 34 stations, en 1982, ont été prélevés, regroupés par classes de taille et fixés dans du formol à 5 % (tabl. I). Les poissons présentant des signes évidents de régurgitation du contenu stomacal ont été écartés.

Au laboratoire, les contenus stomacaux ont été séchés sur papier filtre et pesés. Les proies ont été identifiées le plus précisément possible et dénombrées. De plus, on a pesé séparément les proies de chaque groupe taxinomique (pour les merlans

Tabl. I. – Répartition des échantillons analysés en février 1980 et en février 1982.

Année	Classes de taille (cm)	07-10	10-15	15-20	20-25	25-30	30-40	40-50
1980	Nombre de stations	6	44		41		26	4
	Nombre d'estomacs	52	775		627		242	7
	% d'estomacs vides	3.8	20.5		28.1		30.6	28.6
1982	Nombre de stations	12	29	30	28	27	18	6
	Nombre d'estomacs	51	258	260	204	162	122	11
	% d'estomacs vides	5.9	6.2	8.8	17.2	20.4	15.6	9.1

pêchés en 1982).

On définit un échantillon comme étant l'ensemble des merlans d'une même classe de taille, pêchés lors du même trait de chalut. On a ainsi, en 1980, 155 échantillons et, en 1982, 148 échantillons, chacun comprenant de 1 à 24 individus. Chaque échantillon est caractérisé par l'importance numérique ou pondérale des différentes catégories de proies ou par leur fréquence de présence (Tabl. II et III).

Afin de les comparer entre eux, on a procédé à une ordination en espace réduit (analyse en coordonnées principales - logiciel AFTD du CNUSC*), complétée par un groupement (méthode par agglomération hiérarchique, centroïde); les indices de distance entre échantillons utilisés ici sont, pour l'ordination, le complément de l'indice de similarité de Kulczinski et, pour le groupement, la métrique du χ^2 (Legendre & Legendre, 1979).

Les échantillons sont décrits par les nombres moyens par estomac des différentes sortes de proies, ainsi qu'on peut le faire pour décrire une communauté benthique, par le nombre moyen d'individus de chaque espèce par unité de surface. Cependant, dans le cas de contenus stomacaux, il n'est pas possible d'utiliser les espèces comme descripteurs des échantillons, le nombre d'individus déterminés au niveau spécifique étant trop faible. Afin de conserver le maximum d'information, il était nécessaire de tenir compte de toutes les proies importantes même si elles n'étaient déterminées qu'au niveau de la classe ou de l'embranchement. Les descripteurs retenus correspondent donc aux proies principales (en nombre ou en poids), regroupées selon des niveaux taxinomiques variables (fig. 2 et 3). Les différences entre les contenus stomacaux des merlans capturés en 1980 et ceux qui ont été capturés en 1982 étant importantes, on a analysé séparément les échantillons provenant des deux campagnes de pêche.

Enfin, on a écarté de l'analyse les échantillons ne comportant qu'un ou deux individus afin de tenir compte davantage des groupes que des individus. L'analyse porte sur 115 échantillons pour 1980, et 107 pour 1982.

On a par ailleurs comparé les poids des contenus stomacaux des différentes classes de taille au moyen de tests non paramétriques (test de Kruskal-Wallis) et évalué, à partir de ces poids, la consommation quotidienne des merlans grâce à la méthode fournie par Jones (1978).

* Centre national universitaire sud de calcul.

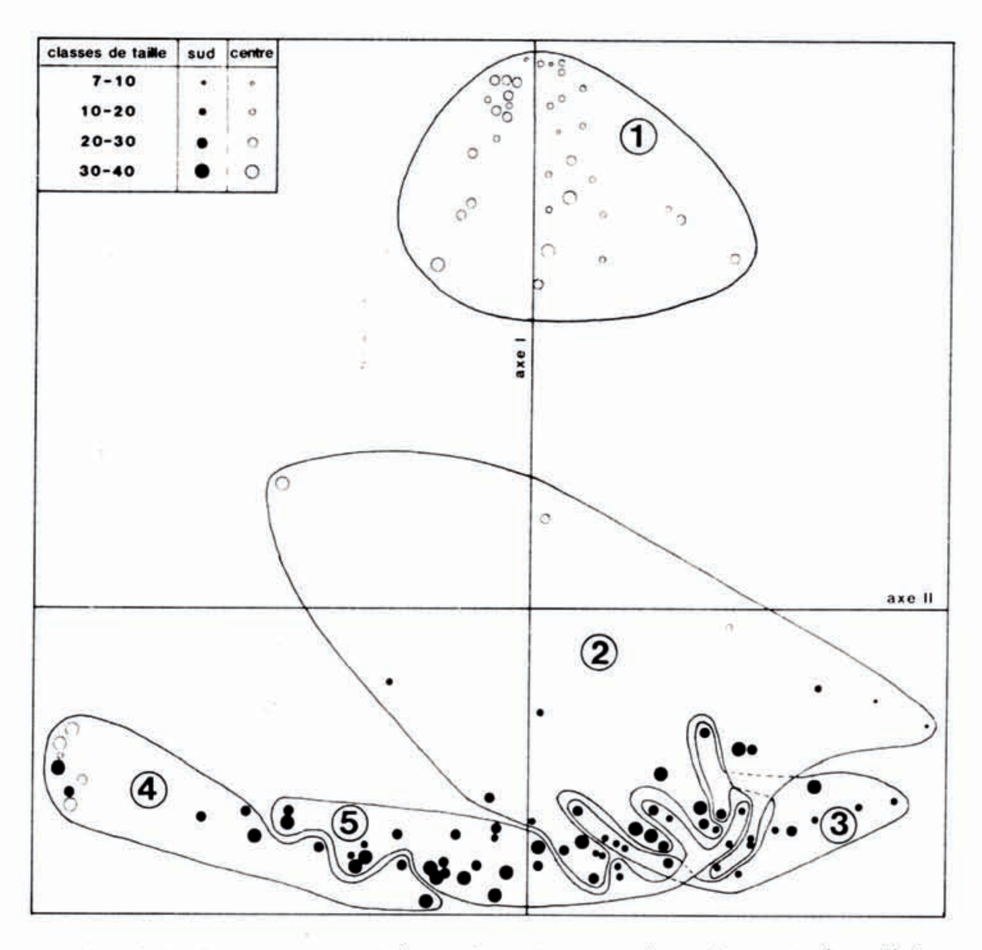


Fig. 2.– Ordination et groupement des contenus stomacaux des merlans capturés en février 1980. Description des groupes : % en nombre des proies utilisées comme descripteurs.

Groupes	1	2	3	4	5
Poissons	1	18	13	84	29
Natantia	1	17	22	6	37
Mysidacés	+	42	11	5	11
Euphausiacés	90	5	+		
Gammariens	1	7	2	4	
Hypériens	6	+			
Reptantia	+	1	2		2
Polychètes	1	10	50	5	17

les numéros des groupes correspondent à leur ordre d'apparition en cours du groupement.

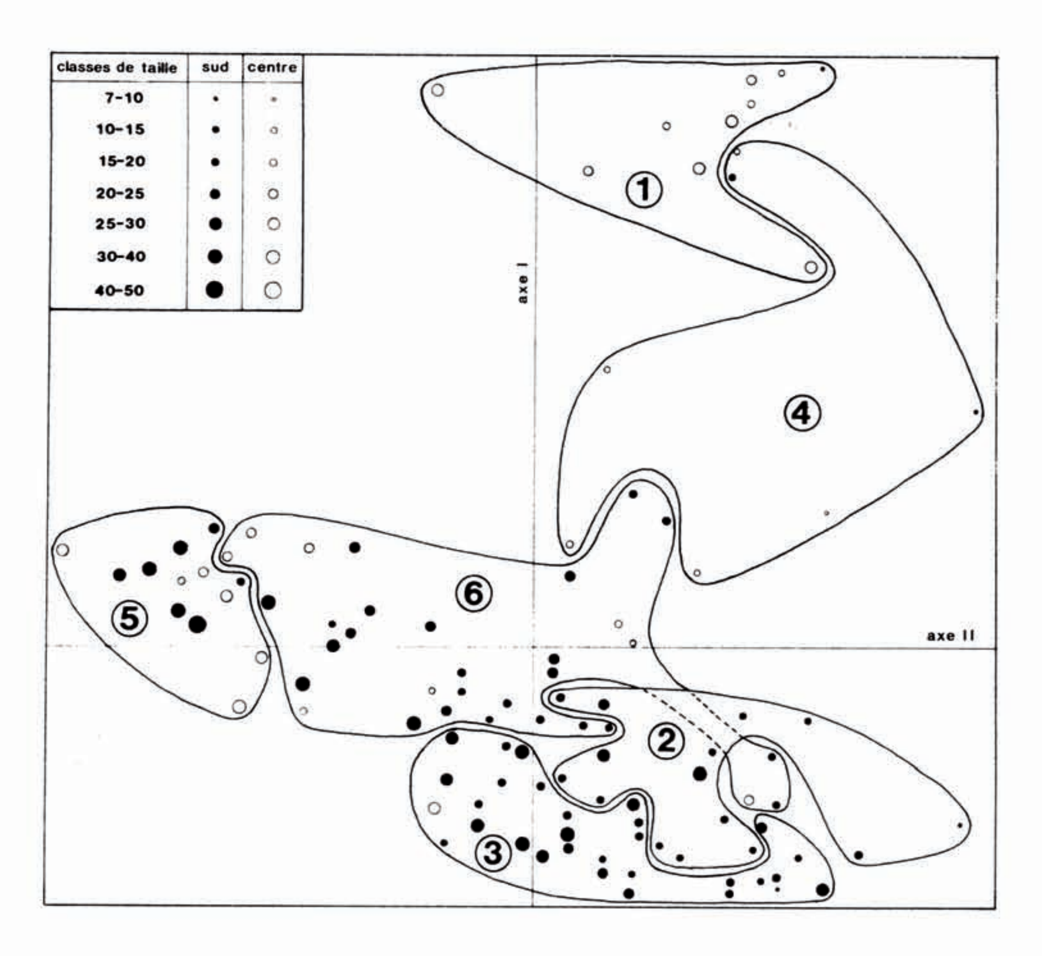


Fig. 3.– Ordination et groupement des contenus stomacaux des merlans capturés en février 1982. Description des groupes : % en nombre des proies utilisées comme descripteurs.

Groupes	1	2	3	4	5	6
Poissons	2	2	9	6	70	22
Natantia	1	2	55	5	17	14
Mysidacés	1	95	30	23	2	24
Gammariens	1	+	1	6	2	10
Hypériens	94			44		1
Polychètes	1	1	5	14	8	30

les numéros des groupes correspondent à leur ordre d'apparition au cours du groupement.

RÉSULTATS

Mise en évidence de zones géographiques homogènes quant aux régimes alimentaires des merlans.

Groupement des échantillons

Les figures 2 et 3 présentent les graphes obtenus au moyen des analyses en coordonnées principales effectuées à partir des données de 1980 et 1982. Sur ces graphes, les échantillons sont réunis selon les indications fournies par les groupements. Chaque groupe peut être caractérisé par les proportions des différentes proies utilisées comme descripteurs (fig. 2 et 3). Les effectifs des groupes sont les suivants : respectivement 35, 26, 14, 13 et 27 échantillons dans les groupes 1 à 5, pour février 1980 et 10, 15, 30, 7, 13 et 32 échantillons dans les groupes 1 à 6, pour février 1982.

Sur la figure 2 (échantillons de 1980), deux groupes de stations sont nettement séparés, le long de l'axe I : l'un composé de toutes les stations du sud de la mer du Nord et l'autre de presque toutes celles du centre (groupe 1). La limite géographique entre ces deux groupes se situe au niveau du Dogger Bank (fig. 1).

L'axe I permet en fait de distinguer les contenus stomacaux où dominent les Euphausiacés et les Hypériens (groupe 1) de ceux où dominent les autres types de proies. Ceux-ci sont distribués le long de l'axe II : les groupes 4, 5, 2 et 3 sont constitués d'échantillons où dominent respectivement les Poissons, les Natantia, les Mysidacés et les Polychètes. Au contraire du groupe 1 qui réunit toutes les classes de taille, les échantillons provenant du sud de la mer du Nord sont répartis dans les groupes 4 et 5 comprenant les grands merlans se nourrissant plutôt de poissons et les groupes 2 et 3 comprenant des petits merlans consommant plutôt des Mysidacés et des Polychètes.

Les quelques échantillons du groupe 4 qui appartiennent géographiquement à la région centrale sont en fait très différents de ceux du sud présents dans le même groupe : du fait de la faible proportion de poissons déterminés au niveau de l'espèce ou de la famille, ils ont tous été réunis pour l'analyse et ne constituent qu'un seul descripteur, alors qu'en réalité il s'agit surtout, au sud de Clupeidae et au centre d'Ammodytidae. Ces échantillons représentent les grandes classes de taille des stations proches de la côte de l'Ecosse. Les petites classes de taille des mêmes stations ont été associées par le groupement aux échantillons du centre situés au large des côtes. Ces stations côtières se distinguent donc à la fois de celles du sud et de celles du large, à la même latitude, bien qu'elles ressemblent plus à ces dernières, au moins en ce qui concerne l'alimentation des plus jeunes merlans.

Sur la figure 3, les échantillons de 1982 sont aussi séparés selon leur provenance géographique :

– les groupes 2 et 3 contiennent seulement des échantillons du sud, les proies dominantes étant respectivement les Mysidacés et les Natantia ;

– les groupes 1 et 4, presque seulement des échantillons du centre, caractérisés par l'abondance des Hypériens ;

– le groupe 5, comme le groupe 4 de la figure 2, réunit artificiellement, en raison du choix des descripteurs, des contenus stomacaux du sud, où dominent les Clupeidae et les Gobiidae et des contenus du centre où dominent les Ammodytidae. Ces derniers échantillons représentent en fait les stations proches des côtes de l'Ecosse, différentes de celles du large ;

– le groupe 6 est plus hétérogène ; les échantillons du centre proches, sur la figure 3, du groupe 5, contiennent également des Ammodytidae.

Ce groupement permet aussi de distinguer les régimes des différentes classes de taille :

– pour la zone centrale, les groupes 4 et 1 comportent respectivement des merlans de 7 à 15 cm et de 15 à 30 cm ;

– pour le sud, les merlans du groupe 5 sont dans l'ensemble plus grands que ceux des groupes 2 et 3.

Il existe donc, dans la région étudiée, deux groupes principaux de merlans, caractérisés par des régimes alimentaires différents : l'un au sud du Dogger Bank et l'autre au nord de celui-ci. Dans ce dernier, on peut distinguer deux sous-groupes, l'un côtier (au nord-ouest) et l'autre plus au large (au centre de la mer du Nord).

Les stocks de merlans en mer du Nord

On peut mettre en relation l'existence de ces groupes de merlans, formés sur la base de leurs régimes alimentaires et la présence de deux stocks distincts dans cette partie de la mer du Nord. Kabuta (1967), d'après les fréquences de présence de deux Protozoaires parasites des branchies des merlans, montre qu'il existe deux stocks, l'un au nord du 56°N et l'autre au sud du 54°N. Entre ces deux limites, c'est-à-dire au niveau du Dogger Bank, ces deux stocks se mélangent plus ou moins.

Les deux groupes principaux définis plus haut correspondent donc bien à ces deux stocks, la limite entre les deux étant approximativement la même.

Hislop et Mc Kenzie (1976) mettent en évidence l'existence de plusieurs stocks distincts au nord du Dogger Bank (fig. 1), au moyen de marquages et par la fréquence de présence d'un Cestode parasite de l'œil des merlans : ils définissent en particulier deux stocks au centre de la mer du Nord, l'un dans les eaux côtières à l'est de l'Ecosse et l'autre au large. On a vu que l'on pouvait aussi distinguer ces deux stocks par leurs régimes alimentaires. Ces auteurs montrent l'existence d'un 3ème stock, plus au nord. Il n'a pas été possible de distinguer celui-ci du stock central par leurs régimes alimentaires, soit qu'ils soient similaires, soit que les effectifs soient insuffisants.

Chaque stock peut donc être caractérisé par son alimentation.

Régimes alimentaires des différents stocks

Les tableaux II et III présentent les régimes alimentaires des merlans en février

Tabl. II.– Régimes alimentaires des merlans du sud et du centre de la mer du Nord, en 1980.
N : rapport du nombre d'individus dans une catégorie de proies au nombre total de proies, en %
F : rapport du nombre d'estomacs où une catégorie de proies est présente au nombre total d'estomacs, en %
+ : abondance ou fréquence < 0,5 %.

SUD

Classes de taille (cm)	7-10		10-20		20-30		30-40		40-50	
Nombre d'estomacs	7		463		365		219		6	
	N	F	N	F	N	F	N	F	N	F
POISSONS: TOTAL			12	37	23	49	29	38	46	40
Clupeidae			1	2	2	4	2	4	23	40
Ammodytidae			+	+	+	1				
Gobiidae			1	3	+	1	1	1		
Gadidae							1	1	8	20
Pleuronectiformes			+	+						
CRUSTACES: TOTAL	94		70		48		51		54	
Natantia			18	42	21	35	23	23	23	40
Crangon allmani			5	12	7	10	8	6	15	20
Crangon crangon			1	4	3	5	3	4		
Euphausiacés			1	1	+	1	2	2		
Mysidacés	34	57	17	33	22	33	20	23	15	20
Gammariens	9	43	4	12	2	4	2	3		
Copépodes	50	57	28	5			+	+		
Reptantia			1	3	1	2	2	3	15	20
Divers Crustacés	3	14	2	6	2	4	1	2		
POLYCHETES: TOTAL	6	29	17	41	24	39	12	15		
Errantes	3	14	10	34	18	31	8	8		
Sédentaires			6	12	6	11	2	3		
MOLLUSQUES							1	1		
DIVERS & INDETERMINES			1	2	5	5	7	7		
Nombre moyen de proies par estomac	4.71		2.75		1.75		1.68		2.17	
Poids moyen des contenus stomacaux (mg)	22.4		250		644		1390		5971	

CENTRE

Classes de taille	7-10		10-20		20-30		30-40		40-50	
Nombre d'estomacs	45		312		262		23		1	
	N	F	N	F	N	F	N	F	N	F
POISSONS: TOTAL	+	5	2	14	3	19	21	58		
Clupeidae			+	1						
Ammodytidae			1	4	1	6	12	26		
Gadidae					+	1				
Pleuronectiformes					+	+				
CRUSTACES: TOTAL	88		89		96		79		100	
Natantia			1	11	1	5	4	21		
Crangon allmani			1	6	1	5	2	11		
Euphausiacés	38	70	49	75	89	81	71	32	100	100
Mysidacés			+	3	1	7				
Gammariens	1	9	1	5	+	2				
Hypériens	1	16	5	20	5	10	3	5		
Copépodes	48	35	34	17	+	1				
Reptantia					+	1				
Divers Crustacés	1	11	1	4			1	5		
POLYCHETES: TOTAL	+	4	1	3	+	2				
Errantes	+	2	1	3	+	2				
Sédentaires			+	+	+	+				
MOLLUSQUES			+	+	+	4	1	5		
DIVERS & INDETERMINES	12	16	10	9	+	2				
Nombre moyen de proies par estomac	21.42		10.21		6.19		4.65		55.0	
Poids moyen des contenus stomacaux (mg)	86.5		182		576		1179		3721	

Tabl. III.– Régimes alimentaires des merlans du sud et du centre de la mer du Nord, en 1982.
N : rapport du nombre d'individus dans une catégorie de proies au nombre total de proies, en %
P : rapport du poids des individus d'une catégorie de proies au poids total des proies, en %.
F : rapport du nombre d'estomacs où une catégorie de proies est présente au nombre total d'estomacs, en %
+ : abondance en fréquence <0,5 %.

SUD

Classes de taille (cm)	7-10			10-15			15-20			20-25			25-30			30-40			40-50		
Nombre d'estomacs	39			177			206			138			110			112			11		
	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F
POISSONS: TOTAL	4	50	19	7	23	25	4	18	33	5	26	39	8	51	45	23	88	60	62	93	90
Clupeidae				+	2	1	+	+	1	+	3	1	1	32	6	2	21	6	4	7	10
Ammodytidae							+	2	2	+	2	1	+	+	1				12	11	30
Gobiidae				1	5	6	1	4	7	+	2	5	1	3	5	1	+	3	4	1	10
Gadidae																2	31	6	4	7	10
Pleuronectiformes	1	5	3				+	2	1				+	+	1						
CRUSTACES: TOTAL	89	46		82	52		88	60		87	51		78	40		68	10		31	5	
Natantia	6	18	8	14	41	42	11	49	53	8	36	38	21	38	48	27	9	35	8	1	20
Crangon allmani				5	24	17	6	28	30	6	24	17	12	19	27	17	5	15			
Crangon crangon				1	8	4	1	11	10	1	9	10	2	13	8	4	3	11			
Euphausiacés	1	1	6				+	+	1	+	+	1									
Mysidacés	29	15	58	60	9	63	75	10	45	75	8	43	53	3	53	39	+	40	12	+	20
Gammariens	1	+	6	2	+	6	1	+	6	1	+	11	1	+	3						
Hypériens	35	10	44	3	1	1															
Copépodes	12	+	31	+	+	2				1	+	4	3	+	6						
Reptantia				+	+	1	+	1	3	+	7	3	+	+	1	1	1	3	12	4	20
Divers Crustacés	6	2	25	2	+	9	+	+	4	1	+	7	+	+	1	1	+	3			
POLYCHETES: TOTAL	1	3	3	9	24	30	6	16	34	4	12	27	5	4	17	3	1	10			
Errantes				6	18	19	4	10	19	3	10	12	4	3	11	1	1	4			
Sédentaires				1	4	5	1	4	8	+	+	1				+	+	1			
MOLLUSQUES				1	1	2	1	4	5	+	+	2	+	1	2	+	+	1			
DIVERS & INDETERMINES	6	1	6	2	+	6	1	2	7	3	10	20	9	4	23	6	1	18	8	1	30
Nombre moyen de proies par estomac	4.07			4.45			9.12			10.43			4.75			2.96			2.36		
Poids moyen des contenus stomacaux (mg)	40.7			203			437			584			607			2072			6932		

CENTRE

Classes de taille	7-10			10-15			15-20			20-25			25-30			30-40			40-50
Nombre d'estomacs	12			65			54			66			52			10			0
	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F	N	P	F	
POISSONS: TOTAL				3	58	17	7	81	28	5	77	38	6	91	40	41	68	67	
Ammodytidae				1	30	5	4	61	13	1	27	12	1	12	7				
Gobiidae										+	1	4	+	1	2				
Gadidae										+	35	4	+	25	5				
CRUSTACES: TOTAL	70	97		86	31		79	17		90	14		88	8		53	31		
Natantia	4	65	8	6	15	27	5	11	21	3	3	26	3	3	23	29	24	44	
Crangon allmani	4	65	8	1	8	7	3	11	13	1	2	14	1	3	12	18	19	22	
Euphausiacés	15	17	17	6	2	17	2	+	4	1	+	10	+	+	2				
Mysidacés	19	5	33	6	3	18	2	+	13	1	+	6	1	+	7				
Gammariens				5	1	22	6	1	15	3	+	20	1	+	9	6	+	11	
Hypériens	11	3	25	52	8	33	63	4	40	81	6	36	80	4	42				
Copépodes				3	+	5				+	+	2	+	+	2				
Reptantia										+	5	4	+	+	5	6	7	11	
Divers Crustacés	22	6	50	8	2	27	2	+	9	1	+	12	2	+	19	12	+	22	
POLYCHETES: TOTAL	4	+	8	3	5	15	7	2	34	4	3	24	1	+	12				
Errantes				1	2	6	1	1	7	2	2	12	1	+	6				
Sédentaires				1	2	3													
MOLLUSQUES				1	3	3	+	+	2	+	3	4	+	+	2				
DIVERS & INDETERMINES	26	3	25	6	2	15	7	+	17	1	2	18	4	1	21	6	1	11	
Nombre moyen de proies par estomac	2.25			4.86			5.85			9.64			9.00			1.70			
Poids moyens des contenus stomacaux (mg)	18.5			133			298			550			1011			181			

1980 et février 1982, au sud et au centre de la Mer du Nord. En ce qui concerne le centre, on n'a pas séparé la zone côtière du large : en effet, les différences entre ces deux groupes sont moins nettes qu'entre l'ensemble des deux et les stations du sud et les effectifs sur lesquels portent les observations sont trop réduits pour donner une image précise de leurs régimes respectifs, surtout pour les proies non dominantes. Les tableaux IV et V permettent cependant, à titre indicatif, de comparer l'importance des proies principales dans ces deux zones.

Par ailleurs, du fait que de nombreux poissons étaient trop digérés pour être déterminés, les proportions des différentes familles sont très largement sous-estimées : on a donc établi les proportions en poids de chaque famille parmi les seuls poissons déterminés et extrapolé ces proportions à l'ensemble des poissons, afin d'avoir une estimation de leur importance réelle. On a fait de même pour les Natantia (tabl. VI).

Tabl. IV.– Régime alimentaire des merlans de la zone côtière et du large, au centre de la mer du Nord, en février 1980 : % en nombres des différentes catégories de proies (les classes de taille 7-10 et 40-50 ne comprennent que des individus pêchés au large)
+ : abondance < 0,5 %.

	ZONE COTIERE			LARGE				
Classes de taille Nombre d'estomacs	10-20 78	20-30 76	30-40 10	7-10 45	10-20 234	20-30 186	30-40 13	40-50 1
POISSONS: TOTAL	8	9	95	+	1	1	5	
Ammodytidae	5	7	68					
Gadidae						+		
CRUSTACES: TOTAL	91	91	5	88	88	98	94	100
Natantia	2	2				+	5	
Euphausiacés	47	73		38	50	93	86	100
Hypériens	11	11		1	4	4	3	
Copépodes	27	+		48	35			
DIVERS	1	+		12	12	1	1	

Tabl. V.– Régimes alimentaires des merlans de la zone côtière et du large, au centre de la mer du Nord, en février 1982 : % en nombre (N) et en poids (P) des différentes catégories de proies (les classes de taille 7-10 et 30-40 ne comprennent que des individus pêchés dans la zone côtière).
+ : abondance < 0,5 %.

	ZONE COTIERE											
Classes de taille Nombre d'estomacs	7-10 12		10-15 48		15-20 33		20-25 31		25-30 29		30-40 10	
	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P	N	P
POISSONS: TOTAL			8	65	30	84	31	82	17	97	41	68
Ammodytidae			2	34	17	69	12	31	9	13		
Gobiidae							3	1	3	1		
Gadidae							3	41	6	27		
CRUSTACES: TOTAL	70	97	69	26	52	13	43	8	79	2	53	31
Natantia	4	65	13	17	20	12	15	3	3	1	29	24
Euphausiacés	15	17	2	+			3	+				
Hypériens	11	3	14	1	2	+	3	+	73	1		
Mysidacés	19	5	15	3	6	+						
POLYCHETES	4	+	8	4	17	2	24	4	2	+		
DIVERS	26	3	15	5	1	1	2	6	2	+	6	1

	LARGE							
Classes de taille Nombre d'estomacs	10-15 17		15-20 21		20-25 35		25-30 23	
	N	P	N	P	N	P	N	P
POISSONS: TOTAL			1	47	1	50	+	1
Ammodytidae								
Gobiidae								
Gadidae								
CRUSTACES: TOTAL	98	98	87	46	97	47	93	79
Natantia	1	6	1	8	1	3	3	38
Euphausiacés	9	19	2	2	1	+	1	+
Hypériens	79	67	81	33	92	42	84	38
Mysidacés			1	1	1	1	1	1
POLYCHETES	1	1	4	5	1	1	1	1
DIVERS	1	1	8	2	1	2	5	19

Tabl. VI.– Régimes alimentaires des merlans du sud et du centre de la mer du Nord, en février 1982 : estimation des % en poids réels des proies les plus importantes (voir le texte).

* Les classes 7-10 au sud et au centre, et > 30 cm au centre comprennent des effectifs trop réduits pour qu'il soit possible d'effectuer des extrapolations.

	SUD						CENTRE			
Classes de taille*	10-15	15-20	20-25	25-30	30-40	40-50	10-15	15-20	20-25	25-30
Clupeidae	7	1	10	45	35	25				
Ammodytidae		4	7	1		39	58	81	33	29
Gadidae					52	25			43	60
Gobiidae	16	9	6	4	1	4			1	3
Pleuronectiformes		3		+						
Crangon allmani	30	35	26	21	5		15	11	3	3
Crangon crangon	10	13	10	14	3					
Mysidacés	9	10	8	3	+	+	3	+	+	+
Hypériens	1						8	4	6	4
Reptantia	+	1	7	+	1	4			5	+
Polychètes	24	16	12	4	1		5	2	3	+
Autres proies	3	8	14	8	2	3	11	2	6	1

Tabl. VII.– Poids moyen des contenus stomacaux (en mg) au sud et au centre de la mer du Nord, pour l'ensemble des merlans observés en février 1980 et 1982 (entre parenthèses, le nombre d'individus).

Classes de taille	7-10	10-20	20-30	30-40	40-50
Sud	38 (46)	279 (862)	624 (613)	1671 (321)	6567 (17)
Centre	72 (57)	186 (431)	640 (380)	673 (43)	3721 (1)
Total	57 (103)	250 (1293)	630 (993)	1553 (364)	6409 (18)

Région sud : le régime des merlans est essentiellement constitué de poissons et de crustacés. L'importance numérique et pondérale des poissons augmente avec la taille des merlans, jusqu'à atteindre plus de 90 % du poids total des proies. Il s'agit de Gobiidae chez les petits merlans et de Clupeidae (sprats) et de Gadidae (*Trisoptérus sp.* et jeunes merlans) chez les plus grands.

Les crustacés les plus importants en poids sont des Natantia du genre *Crangon* : *C. allmani* et *C. crangon*. Les mysidacés (*Gastrosaccus spinifer*, *Schistomysis ornata* et *S. spinifer*) sont localement très nombreux dans les estomacs, ce qui explique leur grande abondance numérique dans les petites classes de taille. Bien que fréquents, ils ne constituent en masse qu'une part négligeable de l'alimentation des individus de plus de 25 cm. Les Copépodes et les Amphipodes ne sont abondants que localement et chez les petits merlans (7 à 10 cm) ; leur importance pondérale est réduite.

Les Polychètes sont, en poids, des proies importantes, pour les merlans de moins de 25 cm. Il s'agit de Polychètes errantes (surtout des Aphroditidae et des Nephtydidae) ou sédentaires (Amphictenidae).

Enfin, les Lamellibranches et des proies diverses (Némertes, Echiuriens, œufs, etc.) sont peu nombreuses.

Région centrale : ce sont aussi les poissons et les crustacés qui dominent mais il ne s'agit pas des mêmes espèces qu'au sud.

Alors que les Gobiidae et les Clupeidae sont très peu abondants, les Ammodytidae (*Ammodytes marinus*) et les Gadidae représentent une part importante de l'alimentation des merlans, surtout ceux de grande taille.

Les Natantia sont proportionnellement moins importants que chez les merlans du sud de la mer du Nord, et sont représentés pour l'essentiel par *Crangon allmani* (*Crangon crangon* est absente). Les Mysidacés sont beaucoup moins fréquents alors que les Euphausiacés (*Meganyctiphanes norvegica* et *Thysanoessa inermis*) constituent une part très importante de l'alimentation des merlans en février 1980 : ils forment 38 à 89 % des proies en nombre et environ 40 à 60 % en poids, selon les classes de taille. En février 1982, malgré l'abondance numérique des Hypériens (*Parathemisto sp.*), les crustacés ne représentaient que 31 % à 8 % du poids total des proies, les poissons étant proportionnellement plus abondants qu'en 1980.

Cependant, si l'on distingue dans cette zone les deux sous-groupes définis plus haut, on peut observer qu'au large les Hypériens dominent, en nombre et en poids, alors que près des côtes de l'Ecosse, les Ammodytidae, Gadidae et Natantia sont les proies les plus importantes.

Les merlans du centre de la mer du Nord, en particulier ceux du large, ont donc une alimentation qui comporte une part importante d'organismes planctoniques (Euphausiacés, Hypériens, et aussi parmi les proies « diverses », Chaetognathes, Appendiculaires, larves de Gastéropodes, etc.).

Dans les deux régions, sud et centre, les merlans ont des proies communes importantes : Gadidae, Ammodytidae (sauf au large, au centre), *Crangon allmani*. D'autres sont caractéristiques d'une région (au moins en hiver) : Clupeidae, *Crangon crangon* au sud, Euphausiacés, Hypériens au centre.

Analyse pondérale des contenus stomacaux et évaluation de la consommation des merlans.

Poids des contenus stomacaux

A partir des résultats présentés dans le tableau VII, on peut établir une relation entre le poids moyen des contenus stomacaux et la longueur des merlans (on a utilisé la valeur centrale de chaque classe de taille). Les différences entre les poids des contenus stomacaux des merlans du sud et du centre ne sont significatives que dans la classe 10-20 cm : on n'en a donc pas tenu compte et on a regroupé tous les résultats de 1980 et 1982.

On obtient ainsi :

$$P = 1.7\ 10^{-4}\ L^{2.67}$$

P : poids du contenu stomacal, en g

L : longueur du merlan, en cm.

Ces valeurs sont plus faibles que celles qu'ont présentées Flintegaard (1981) : $P = 0.23\ 10^{-4}\ L^{3.6}$ ou Hislop *et al.* (1982) : $P = 1.5\ 10^{-4}\ L^{2.89}$ et obtenues res-

pectivement dans le sud-est et dans l'ensemble de la mer du Nord. Cependant, il s'agit ici des contenus stomacaux hivernaux alors que les résultats de ces auteurs sont des moyennes annuelles, ce qui explique la différence observée. En effet, le poids moyen des contenus stomacaux varie au cours de l'année. Les observations de Jones (1954) ou de Hislop et Robb (1983) pour le merlan ou d'Armstrong (1982) à propos d'autres Gadidae montrent que le poids moyen hivernal représente selon les cas 50 à 100 % du poids moyen établi pour l'année entière.

Par ailleurs, aucune variation significative du poids des contenus stomacaux au cours de la journée n'a été mise en évidence : il ne semble donc pas y avoir de périodicité particulière dans le comportement alimentaire des merlans, entre 7.00 h et 20.00 h.

Consommation quotidienne et saisonnière des merlans

On a estimé la ration quotidienne hivernale des merlans dans chaque classe de taille, au centre et au sud, en 1980 et en 1982, au moyen de la méthode de Jones (1978) qui permet de connaître le taux d'évacuation d'un estomac de Gadidae :

$$r = Q \ (L/40)^{1.4} \ P^{0.46} \ (g/h)$$

r : Taux d'évacuation (g/h); Q : Taux d'évacuation d'1 g de nourriture par un poisson de 40 cm (g/h) ; L : longueur du poisson (en cm); P : poids du contenu stomacal (en g).

Q dépend de la nature des proies ingérées, de la température de l'eau et de l'état physiologique du poisson (à jeun ou non). Pour estimer ce coefficient, on a tenu compte de la proportion des poissons, crustacés et polychètes dans le régime des merlans, pour chaque classe de taille, au sud et au centre, ainsi que de la température moyenne de l'eau, plus élevée au centre qu'au sud de la mer du Nord. La proportion d'estomacs vides étant importante (Tabl. I), on peut supposer que les merlans ne se nourrissent pas continuellement : on a donc utilisé les coefficients fournis par Jones pour des poissons ayant subi une période de jeûne. Les valeurs de Q utilisées ici sont 0,09 pour 1980 et, pour 1982, 0,07 au sud et 0,08 au centre.

On considère que le taux d'évacuation est globalement égal au taux d'ingestion des proies ; la ration quotidienne Rq est alors :

$$Rq = 24 \ r \ (g)$$

Les rations quotidiennes ainsi calculées sont très semblables au centre et au sud, en 1980 et 1982, les différences entre les poids des contenus stomacaux étant compensées par les différences de température. Le tableau VIII présente ces résultats (moyenne des 2 années) ainsi qu'une estimation de la quantité de nourriture ingérée par les merlans pendant un trimestre (saison d'hiver).

Pour des raisons semblables à celles que nous avons exposées plus haut à propos du poids des contenus stomacaux, et du fait que la consommation augmente avec la température, la moyenne annuelle de celle-ci est plus élevée que sa moyenne hivernale. On ne peut donc extrapoler à partir de ces résultats pour estimer la consommation annuelle d'un merlan. Cela explique aussi que les valeurs obtenues

Tabl. VIII.– Estimations des rations quotidiennes et de la consommation saisonnière des merlans en mer du Nord, en hiver.

Classes de taille	7-10	10-20	20-30	30-40	40-50
Ration quotidienne (g)	0.051	0.263	0.840	1.974	5.207
Consommation saisonnière (g)	4.5	24	77	180	475
Coefficient d'alimentation	0.94 %	0.88 %	0.61 %	0.52 %	0.77 %

Tabl. IX.– Consommation hivernale totale de l'ensemble des merlans de mer du Nord et prédation aux dépens des espèces ayant une importance commerciale (en tonnes).

1. on n'a pas tenu compte de la classe 7-10, difficile à évaluer et qui ne compte que pour une faible part dans la consommation totale.
2. d'après MALYSHEV (1981).

Classes de taille[1]	10-20	20-30	30-40	40-50	TOTAL
Nombre de merlans[2] (10^6 individus)	2392	992	132	2	3518
Consommation saisonnière totale	57 000	77 000	24 000	1 000	159 000
Poissons: total	16 000	42 000	21 000	1 000	80 000
Clupeidae	1 000	14 000	8 000	300	23 300
Ammodytidae	10 000	10 000		400	20 400
Gadidae		14 000	13 000	300	27 300
Crangon crangon	6 000	5 000	1 000		12 000

soient plus faibles que celles que présentent d'autres auteurs.

Par exemple, Dubuit (1982) trouve des valeurs 3 à 5 fois plus élevées, selon les tailles, pour les merlans de mer Celtique, en novembre et décembre 1977 et 1978. Cette différence s'explique aussi par le choix d'un coefficient Q beaucoup plus élevé (0,22), valable pour une température moyenne plus forte (12oC) et pour une alimentation continue. D'après Jones (1978), la ration quotidienne est en moyenne 1,6 fois plus grande pour des poissons se nourrissant ainsi que pour ceux qui jeûnent pendant une période prolongée, entre deux repas. Les valeurs présentées ici sont donc probablement sous-évaluées, du fait du choix du coefficient le plus faible.

Enfin, le coefficient d'alimentation, rapport de la ration quotidienne au poids du merlan, est faible et tend à diminuer lorsque la taille des merlans augmente (Tabl. IX).

Evaluation de la prédation du merlan

On a estimé les quantités totales de nourriture ingérées par les merlans des différentes classes de taille, en une saison d'hiver, ainsi que la prédation effectuée aux

dépens des espèces commercialement importantes (Tabl. IX).

On a utilisé pour cela les estimations de Malyshev (1980) des quantités de merlans des différentes classes de taille en mer du Nord. Cependant, ces quantités varient d'une année à l'autre. De plus, il n'est pas possible de distinguer la prédation des différents stocks, en l'absence de données sur leurs tailles et structures respectives. Toutefois, on peut supposer que les captures des merlans au cours de l'échantillonnage donnent une image approximative des différents stocks. Enfin, on a vu que la ration quotidienne était probablement sous-évaluée. Les résultats obtenus ne fournissent donc qu'un ordre de grandeur de la prédation exercée par les merlans.

La consommation hivernale des merlans de mer du Nord est ainsi estimée à 160 000 tonnes, dont la moitié est constituée de poissons.

Les Clupeidae représentent 14 % du poids total des proies consommées en hiver. Les résultats présentés par Hislop *et al.* (1983) montrent que la consommation de sprats et harengs est maximale en hiver et en été (1er et 3ème trimestres) et minimale au printemps. Les merlans ingèrent donc en une année probablement plus du double de leur consommation hivernale, évaluée ici à 23 000 tonnes (environ 400 000 tonnes de sprats (*Sprattus sprattus*) sont pêchées chaque année en mer du Nord).

La taille moyenne des sprats ingérés augmente avec celle des merlans : 5,3 cm pour la classe 10-20 cm, 8,8 cm pour la classe 20-30 cm et 9,5 cm pour les merlans de plus de 30 cm. Ceux-ci se nourrissent donc de sprats de taille comparable à celle des sprats pêchés.

Les Ammodytidae représentent 13 % de la nourriture hivernale des merlans. D'après Hislop *et al.* (1983), cette consommation est maximale au printemps et proportionnellement plus faible en hiver. Il semble donc que les merlans ingèrent en un an beaucoup plus de 4 fois leur consommation hivernale, évaluée ici à 20 000 tonnes (environ 540 000 tonnes d'Ammodytidae sont pêchées chaque année en mer du Nord). Leur taille moyenne est de 7,8 cm pour les merlans de la classe 10-20 cm et de 9 cm pour les merlans de plus de 20 cm.

Quant aux Gadidae, trop peu d'individus identifiables ont été observés pour qu'il soit possible de détailler les résultats présentés dans le tableau IX).

Les merlans consomment en hiver 12 000 tonnes de crevettes grises (*Crangon crangon*) : environ 30 000 tonnes sont pêchées chaque année en mer du Nord. Les individus ingérés ont une longueur moyenne de 48 mm : il n'y a pas de différence significative entre les longueurs des crevettes grises capturées par les merlans des différentes classes de taille (au-dessus de 15 cm) et la distribution de ces longueurs est unimodale (fig. 4). Les individus ingérés forment donc probablement un échantillon représentatif de la population de crevettes grises dans le milieu. D'après la courbe de croissance de cette espèce établie par Tiews (1970), il s'agit d'individus âgés d'environ un an, susceptibles d'être pêchés à partir d'avril : la longueur moyenne des crevettes grises pêchées est de 42 mm.

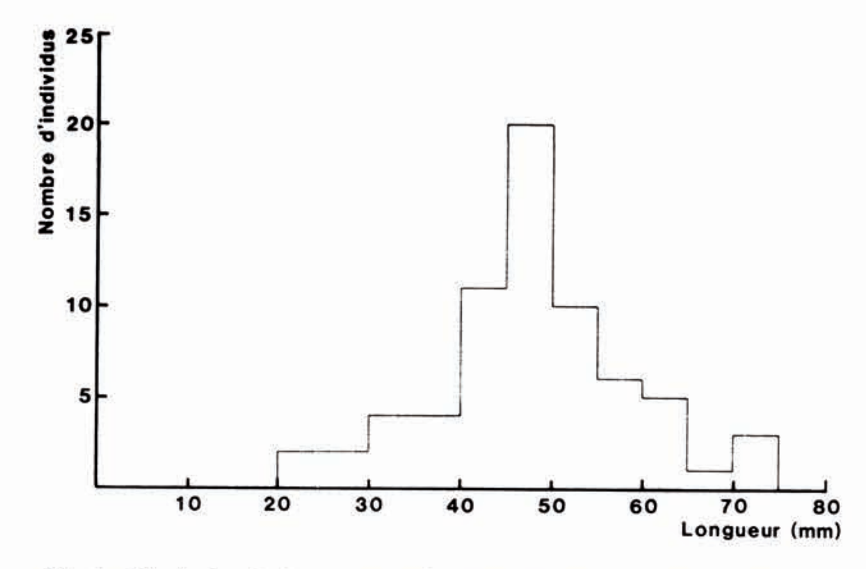


Fig. 4. – Distribution des longueurs des *Crangon crangon* ingérées par les merlans.

Tiews (1978) a montré qu'il existait une relation inverse entre le nombre de *Crangon crangon* ingérées par les poissons le long des côtes d'Allemagne et les quantités pêchées l'année suivante. Mais la longueur moyenne des crevettes consommées étant 22 mm, elles étaient donc moins âgées que celles qui sont pêchées. La différence entre ces résultats et ceux qui sont présentés ici est due au fait qu'il ne s'agit pas des mêmes populations. En effet, les *Crangon crangon* séjournent en hiver au large et migrent au printemps vers les côtes, où l'éventail des longueurs est beaucoup plus large du fait des périodes de ponte successives.

Les merlans sont donc des compétiteurs directs pour l'homme en ce qui concerne les crevettes grises.

DISCUSSION

Plusieurs auteurs, parmi ceux qui ont étudié l'alimentation des merlans, ont mis en évidence la diversité de leur alimentation. Jones (1954) a décrit le régime des merlans du centre et du nord de la mer du Nord : il est riche en poissons (*Ammodytes sp.* et *Trisopterus esmarki*) et en crustacés (*Crangon allmani*, Amphipodes) mais relativement pauvre en Polychètes et en Mollusques. Il précise que les poissons sont plus importants pour les merlans du nord et les crustacés et polychètes pour ceux du centre. Hislop *et al.* (1983) signalent que les estomacs des merlans du sud contiennent une plus grande proportion de Polychètes alors que dans ceux du nord, les Céphalopodes sont relativement plus importants, pendant le 1er trimestre de l'année.

En fait, la différence existant entre les régimes des différents stocks de merlans est particulièrement nette pour les individus de 10 à 20 cm. En-dessous de 10 cm, les merlans ont un régime riche en organismes planctoniques de petite taille aussi

bien au sud qu'au centre de la mer du Nord : d'après Robb et Hislop (1980), les proies dominantes des merlans de moins de 10 cm sont, au nord, les Copépodes, les Appendiculaires et les œufs de poissons ; de même Van den Broek (1978) décrit l'alimentation des merlans de l'estuaire de la Tamise : celle-ci est riche en Copépodes chez les individus de moins de 7 cm, en *Crangon crangon* et Mysidacés dans la classe de taille 7-18 cm et en poissons au-delà de 18 cm. Le présent travail confirme ces résultats (Tabl. II et III) : entre 7 et 10 cm, les merlans consomment de nombreux Copépodes ainsi que des Mysidacés, des Euphausiacés ou des Hypériens.

En revanche, pour les merlans de plus de 20 cm, les proies importantes sont les poissons (Flintegaard, 1981 - Hislop *et al.,* 1983).

Les merlans passent de 10 à 20 cm en moins d'un an. Au cours de cette période, au sud de la mer du Nord, leur alimentation se modifie très rapidement, passant des Copépodes aux crustacés benthiques et aux Polychètes, puis aux poissons. On a vu qu'en revanche, au large, dans la région centrale, leur régime varie peu d'une classe de taille à l'autre : ils conservent au cours de leur croissance un régime en grande partie planctonophage (Euphausiacés et Hypériens), le reste étant composé de poissons.

C'est dans la classe de taille 10-20 cm qu'il existe une différence significative (à 99 %) entre les poids moyens des contenus stomacaux des merlans du sud et du centre, en 1980 comme en 1982 (cette différence est non significative pour les merlans des classes de taille supérieure ; les effectifs de la classe 7-10 sont trop réduits pour être comparés).

On peut supposer qu'il existe une relation entre cette différence quantitative et la différence qualitative exposée plus haut.

D'après les cartes de répartition des organismes planctoniques en mer du Nord (Océanographic laboratory of Edinburgh, 1973), les Euphausiacés et les Hypériens sont plus abondants au centre et au nord, contrairement aux Mysidacés et Gammariens que l'on trouve surtout au sud et le long des côtes. Ces derniers vivent en hiver au niveau du sédiment et non en pleine eau, au contraire des Euphausiacés et des Hypériens.

Par ailleurs, des travaux portant sur le comportement des poissons ont montré qu'il existait un certain « apprentissage » des techniques de prédation au cours de la vie des individus : par exemple, d'après Lévy (1978), les saumons capturent préférentiellement les proies en présence desquelles ils ont été mis précocement, même si d'autres proies sont présentes en abondance dans le milieu et qu'elles sont capturées par d'autres saumons n'ayant pas subi cet « apprentissage ».

Ainsi, on peut supposer que les merlans, du fait de l'abondance des organismes planctoniques au centre de la mer du Nord, conservent le comportement de prédation adapté à ces proies, acquis au cours de leurs premiers mois aux dépens des Copépodes dont ils se nourrissaient. Au contraire, au sud, les merlans doivent s'adapter au cours de leur croissance à des proies benthiques (Natantia, Polychètes). Il est possible que ces dernières soient plus faciles à capturer, ce qui expliquerait la différence de poids entre les contenus stomacaux des merlans des deux régions.

Les stocks de merlans de mer du Nord ont chacun un régime alimentaire différent. En particulier, certaines espèces-proies d'importance commerciale ne sont pas consommées par l'ensemble des merlans mais, selon les cas, par l'un ou l'autre stock. Il est donc nécessaire d'en tenir compte dans l'élaboration des modèles multispécifiques des relations trophiques en mer du Nord.

REFERENCES

ARMSTRONG M.J., 1982.– The Predator-Prey Relationships of Irish Sea Poor-Cod (*Trisopterus minutus* L.), Pouting (*Trisopterus luscus* L.) and Cod (*Gadus morhua* L.). *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40 (2) : 135-152.

BROEK W.L.F. van den, 1978.– Dietary habits of fish populations in the Lower Medway Estuary. *J. Fish Biol.*, 13 (5) : 645-654.

DUBUIT M.H., 1982.– Essai d'évaluation de la prédation de quelques téléostéens en Mer Celtique. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 40 (1) : 37-46.

FLINTEGAARD H., 1981.– An estimate of the Food Consumption of Whiting (*Merlangius merlangus*). ICES CM 1981/G : 81, 11 pp.

HISLOP J.R.G. & MacKENZIE K., 1976.– Populations studies of the whiting *Merlangius merlangus* (L.) of the northern North Sea. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 37 (1) : 98-110.

HISLOP J.R.G., ROBB A.P., BROWN M.A. & ARMSTRONG D., 1983.– A preliminary report on the analysis of the whiting stomachs collected during the 1981 North Sea Stomach Sampling Project. ICES CM 1983/G : 59, 18 pp.

JONES R., 1954.– The Food of the Whiting and a Comparison with that of the Haddock. *Mar. Res.*, 1954 (2) : 34 pp.

– 1974.– The rate of elimination of food from the stomachs of haddock *Melanogrammus aeglefinus*, cod *Gadus morhua* and whiting *Merlangius merlangus*. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 35 (3) : 225-243.

KABATA Z., 1967.– Whiting stocks and their gall-bladder parasites in British waters. *Mar. Res.*, 1967 (2) : 11 pp.

LEGENDRE L. & LEGENDRE P., 1979.– Ecologie numérique, 2. Masson, Paris. 254 pp.

LEVY D.A., 1978.– Chum Salmon in a Tidal Creek of the Squamish River Estuary, B.C. pp. 18-24. *In* : Lipovski S.J. & Simenstad C.A. (Ed.). Fish Food Habits Studies Proceedings of the Second Pacific Northwest Technical Workshop, October 10-13, 1978.

MALYSHEV V.I., 1980.– Evaluation of the Food Requirements of the North Sea Whiting *Odontogadus merlangus*. *J. Ichtyol.* 20 (1) : 68-74.

OCEANOGRAPHIC LABORATORY, EDINBURGH, 1973.– Continuous Plankton Records : a Plankton Atlas of the North Atlantic and the North Sea. *Bull. Mar. Ecol.* 7 : 1-174.

ROBB A.P. & HISLOP J.R.G., 1980.– The food of five gadoïd species during the pelagic O-group phase in the northern North Sea. *J. Fish Biol.* 16 (2) : 199-217.

TIEWS K., 1970.– Synopsis of biological data on the common shrimp *Crangon crangon* (Linnaeus, 1758).– *FAO Fisheries Reports* 57 (4) : 1167-1224.

– 1978.– Predator-prey relationship between fish populations and the stock of brown shrimp (*Crangon crangon* L.) in German coastal waters. *Rapp. P.V. Réun. CIEM* 172 : 250-258.

Accepté pour publication le 07.02.86